Über einige Probleme der Pflanzengeographie Süddeutschlands.

Von

Dr. Rob. Gradmann
Tübingen.

In einem Aufsatz, der in Bd. 32 dieser Jahrbücher erschienen ist, hat August Schulz meine Arbeit über die Vegetationsverhältnisse der Alb in Beziehung auf die florengeschichtlichen Ergebnisse einer eingehenden Besprechung unterzogen. Die Art, wie er meine Ausführungen wiedergibt und beurteilt, zwingt mich zu einer Richtigstellung; ich will jedoch, ohne auf alle Einzelheiten einzugehen, den Anlaß vor allem dazu benutzen, einige methodische Fragen, die vielleicht von allgemeinerer Bedeutung sind, zur Sprache zu bringen.

Zunächst muß ich auf einen Unterschied in der Fragestellung aufmerksam machen, der in der Darstellung von Schulz nicht genügend hervortritt. Bei der analytischen Untersuchung der gegenwärtigen Pflanzenverbreitung stößt man bekanntlich auf gewisse Probleme, die in den Klima- und Bodenverhältnissen von heute keine befriedigende Antwort finden, vielmehr nur durch die Annahme bestimmter Pflanzenwanderungen im Zusammenhang mit vorzeitlichen klimatischen Veränderungen lösbar sind. Man kommt auf diese Weise von einer rein geographischen Fragestellung aus zu einzelnen Aussagen historisch-geologischen Inhalts. Das ist der Weg, auf dem meine florengeschichtlichen Aufstellungen entstanden sind. Ihrer Natur nach können die so gewonnenen Ergebnisse nur den Rang von Hypothesen beanspruchen. Denn da noch immer der Grundsatz Grisebachs gilt, wonach in der Pflanzengeographie auf geologische Vorgänge nur dann zurückgegriffen werden darf, wenn die gegenwärtig noch wirksamen physiologischen Faktoren zur Erklärung der Verbreitungsverhältnisse nicht ausreichen, so gelten alle derartigen Rückschlüsse nur unter dem Vorbehalt, daß nicht eine anderweitige Erklärung noch gefunden wird. So wie es heute um unsere Kenntnisse von den Beziehungen der Pflanzenwelt zu Klima und Boden und den organischen Mitbewohnern (ich denke z. B. an die Bodenbakterien) steht, kann niemand daran zweifeln, daß es noch

recht viele Erklärungsmöglichkeiten gibt, die wir heute gar nicht sehen; die indirekten Beweise, wie sie in diesem Zusammenhang allein möglich sind, haben unter diesen Umständen wenig überzeugende Kraft. Die angedeuteten Hypothesen florengeschichtlich-geologischen Inhalts haben jedoch in dem Bedürfnis, für die Hauptphänomene der Pflanzenverbreitung überhaupt zu einer annehmbaren Erklärung zu gelangen, ihre unzweifelhafte Berechtigung und können in heuristischer Hinsicht und als Beiträge zu Indizienbeweisen immerhin von Wichtigkeit werden. In diesem Sinne sind sie auch von den Schwesterdisziplinen stets beachtet und benutzt worden.

Schulz hat nun die einzelnen, ihrem Erkenntniswert nach sehr verschieden abgestuften und in dieser Hinsicht von mir auch stets deutlich gekennzeichneten Aussagen florengeschichtlichen Inhalts, wie sie an verschiedenen Stellen meines Buches zu finden sind, rein äußerlich chronologisch aneinandergereiht und stellt sie ohne den logischen Zusammenhang, in dem sie entstanden sind und beurteilt sein wollen, und ohne ihre Begründung wiederzugeben, einfach unterschiedslos als meine »Ansichten«[1]) hin. Durch diese Darstellung muß bei jedem, der mein Buch nicht genau kennt, der Schein entstehen, als ob auch ich mir die direkte Aufgabe gestellt hätte, eine möglichst ins einzelne gehende Entwicklungsgeschichte der Flora und Vegetation meines räumlich doch so beschränkten Untersuchungsgebietes lediglich aus den heutigen Verbreitungsverhältnissen zu konstruieren. Ich lege Wert darauf, festzustellen, daß ich der Forschungsrichtung, die damit angedeutet ist, nicht angehöre. Ich habe mir in meinem Buch eine florengeschichtliche Aufgabe überhaupt nicht gestellt; der kurze Abschnitt, in dem ich am Schluß einen Überblick über die Geschichte der Vegetation versuche, ist lediglich als eine Probe auf die Durchführbarkeit der auf analytischem Wege gewonnenen Einzelergebnisse zu beurteilen und im übrigen vorwiegend referierend. Wer sich mit florengeschichtlichen Forschungen abgibt, wird sich nach meiner Überzeugung vor allem auf die Pflanzenpaläontologie stützen müssen, erst in zweiter Linie auf die Folgerungen, die sich aus geognostischen Erfunden für die Klimatologie vergangener Erdperioden ergeben; von Rückschlüssen aus der Pflanzenverbreitung der

1) Bezeichnenderweise braucht Schulz diesen Lieblingsausdruck selbst da, wo ein rein analytisches Urteil vorliegt. Um eine Übersicht über die verschiedenen Arealtypen zu geben, bringe ich die wechselnden Arealformen in einige wenige Gruppen (nordische, mitteleuropäische, pontische Areale usw.). Die Fälle, die sich dieser Einteilung nicht fügen, erscheinen dann als abnorm, und ich bespreche sie in einem besondern Abschnitt; unter diese Fälle gehört unter anderen auch *Jasione perennis*. Natürlich ist das eine Sache rein formaler Feststellung, und es ist damit noch keinerlei materielle Aussage über die Art verbunden; Schulz aber nimmt daraus Veranlassung (S. 648), von »der nach Gradmanns Ansicht ein abnormes Areal besitzenden *Jasione perennis*« zu reden! Wenn ich sagen würde: a sei $= b + c$, dann ist $a - b = c$; so würde Schulz vermutlich erklären: nach Gradmanns Ansicht ist $a - b = c$, und würde jedenfalls diesen Satz lebhaft bestreiten.

Gegenwart wird man immer nur vorsichtigen Gebrauch machen und sich vor allem auf solche Rückschlüsse beschränken müssen, zu denen man sich von den großen Verbreitungsphänomenen aus genötigt sieht. Ganz verfehlt erscheint es mir, mit direkten geologischen und florengeschichtlichen Fragestellungen[1]) an die Pflanzenverbreitungsverhältnisse zumal eines beschränkten Gebiets heranzutreten und ihnen die speziellsten Aufschlüsse über einzelne Vorgänge während vergangener geologischer Perioden abquälen zu wollen. Was sich dabei ergeben kann, sind bei noch so genauer Kenntnis der Verbreitungstatsachen und noch so scharfsinniger Diskussion doch immer nur Hypothesen; je spezieller aber die Fragestellung wird und je mehr die Zahl der Hypothesen wächst, desto müßiger müssen sie erscheinen und desto mehr verlieren sie an Interesse. Spitzfindige Fragen zu stellen und mit Hypothesen darauf zu antworten und darüber zu streiten, war in den Tagen der Scholastik durchaus üblich; gegenwärtig betrachtet man es als einen besonderen Vorzug der naturwissenschaftlichen Forschung, daß sie auf eine solche Methode grundsätzlich verzichtet.

Doppelt notwendig ist es angesichts des hypothetischen Charakters aller, auch der bestbegründeten und notwendigsten Rückschlüsse aus der Pflanzenverbreitung der Gegenwart, derartige Schlußergebnisse in wahrhaft kritischer Weise, d. h. stets nur in engster Fühlung mit den Tatsachen, aus denen sie hervorgegangen sind, zu handhaben. Das Interessanteste bleiben immer die Tatsachen selbst und deren Verkettung zu Problemen; die bloßen Schlußergebnisse, von ihrem festen Boden gelöst, können höchstens die Phantasie, und zwar in diesem Fall nur sehr dürftig befriedigen[2]). Die Darstellungsform, in der Schulz meine »Ansichten« wiedergibt, wird deshalb sonst nur in schlecht popularisierenden Schriften angewandt. Sie wird aber zum schweren Unrecht durch die ungewöhnlich oberflächliche Kritik, die Schulz daran knüpft. Sonst gilt es für selbstverständlich, daß man, um eine begründete Behauptung zu widerlegen, vor allem die Gründe des Gegners anführen und bekämpfen muß. Aber Schulz kümmert sich weder

1) Diese Fragestellung ist in sämtlichen pflanzengeographischen Arbeiten von Aug. Schulz mit Ausnahme der ersten vom Jahr 1887 und derjenigen über die halophilen Phanerogamen vom Jahr 1901 schon im Titel angedeutet. Und auch in der Abhandlung über die Vegetationsverhältnisse von Halle wird der florengeschichtliche Teil bezeichnenderweise nicht etwa mit dem Bedürfnis, für die Verbreitungstatsachen eine befriedigende Erklärung zu finden, sondern mit der Frage eingeleitet, »wie lange die Pflanzen des Gebiets ihre jetzigen Standorte inne haben« (S. 89). Schon das bloße Unternehmen, über die Florengeschichte eines begrenzten Gebiets weitschichtige Abhandlungen zu schreiben, wo doch die Quellen dafür so äußerst dürftig fließen, führt mit Notwendigkeit zu einer Menge vollständig müßiger Fragen.

2) Zum Beleg dafür erinnere ich an die Übersichten über die Entwicklungsgeschichte der Flora und Vegetation, womit Aug. Schulz seine meisten Arbeiten einleitet. Sie stehen jedesmal zunächst völlig in der Luft; die Beweise sollen erst nachfolgen. Welche Gefühle der Leser bei einer solchen Darstellung empfindet, kann nur der wissen, der sie schon zu genießen versucht hat.

um meine Fragestellung, noch um meine Gründe; es werden lediglich die nackten Schlußergebnisse herausgegriffen und an einem von vornherein feststehenden Kanon, nämlich an den Schriften von August Schulz geprüft, und wo ein Widerspruch gefunden wird, da »ist Gradmann im Irrtum«. Nur selten läßt sich Schulz herbei, auch nur seine eigenen Gründe zu nennen; in der und der Abhandlung ist die Sache »gezeigt« oder »dargelegt«, das muß genügen. Natürlich ist damit nur die eine Tatsache bewiesen, die weder eines Beweises noch auch nur einer Erwähnung bedarf, daß nämlich Schulz und ich in manchen Punkten verschiedener Meinung sind.

Eine wichtige methodische Frage ist die Beziehung der geologischen Rückschlüsse auf die einzelne Pflanzenart. Bei allen auf Befriedigung des Kausalitätsbedürfnisses ausgehenden pflanzengeographischen Untersuchungen ist es der nächstliegende und scheinbar sicherste Weg, mit der Untersuchung der einzelnen Spezies zu beginnen und erst aus den so gewonnenen Ergebnissen eine Übersicht über das Ganze zu erarbeiten. Für den einzelnen Forscher sind derartige Studien auch ganz unerläßlich; es fragt sich nur, ob man dabei zu befriedigenden Erfolgen gelangt, ob man nicht findet, daß in den Verbreitungsverhältnissen der einzelnen Art zu viele unberechenbare Umstände mitspielen und die Erklärungsversuche deshalb notwendig mit zu vielen bloßen Mutmaßungen und Eingeständnissen gänzlicher Unklarheit belastet werden, als daß sie zur Grundlage für weitere Schlüsse sich eignen könnten, kurzum, ob man eine wissenschaftliche Untersuchung und Darstellung, die zu wirklich brauchbaren Ergebnissen gelangen will, nicht doch an einem andern Ende anfassen muß. Für Schulz scheint es die angedeutete Schwierigkeit nicht zu geben; wiewohl gerade er das Verdienst hat, die Unmöglichgkeit einer vollständigen Erklärung der Einzelareale besonders klar erkannt und zahlreiche Belege dafür beigebracht zu haben, wird er doch nicht müde, die eingehendsten Erzählungen von den wechselvollen Geschicken der einzelnen Pflanzenarten während aller möglichen geologischen Phasen vorzubringen, alles nur auf Grund der heutigen Verbreitungsverhältnisse, aber natürlich auch mit so vielen bloßen Vermutungen durchsetzt, daß sich wohl niemand des Eindrucks erwehren kann, das komplizierte Gebäude, in dessen Grundlagen so viel unzuverlässiges Material verarbeitet ist, müsse beim ersten besten Anstoß zusammenfallen wie ein Kartenhaus. Tatsächlich ist es wenigstens vorläufig vollkommen aussichtslos, irgend ein Einzelareal, sei es nun aus Klima und Boden, sei es aus der Wanderungsgeschichte restlos erklären zu wollen; die Versuche, die in dieser Richtung z. B. von Alph. de Candolle und H. Hoffmann unternommen worden sind, haben das bereits zur Genüge gezeigt, und angesichts der mancherlei zufälligen, d. h. unberechenbaren Vorgänge, die bei der Ausgestaltung der Areale im einzelnen notwendig mitspielen (Verschleppung durch Tiere und Menschen, Vernichtung durch elementare Ereignisse oder

durch feindliche Organismen u. s. f.), ist an dieser Tatsache auch nichts zu verwundern.

Ebenso natürlich ist es, daß unter diesen Umständen die Mehrzahl der Forscher sich entschlossen hat, auf die spezielle Fragestellung ganz zu verzichten und sich an allgemeinere Erscheinungen der Pflanzenverbreitung zu halten[1]), bei denen der Zufall voraussichtlich eine geringere Rolle spielt, unter Umständen ganz ausgeschaltet wird. Ich habe mich grundsätzlich auf diesen Standpunkt beschränkt und die Methode befolgt, die mit besonderer Schärfe von Loew (Linnaea 42, 1878/79) dargestellt und angewandt worden ist. Sie knüpft sich bekanntlich an den Begriff der pflanzengeographischen Genossenschaft und kann ihrer Natur nach zunächst nur für diese letztere, nicht aber für die einzelne Pflanzenart und deren Einwanderungsgeschichte bestimmte Aussagen liefern. Aus der Zugehörigkeit einer Art zu einer bestimmten pflanzengeographischen Gruppe folgt nur die mehr oder weniger große Wahrscheinlichkeit, daß auch ihr Vorkommen auf der für die Mehrheit der Gruppe gültigen Ursache beruhen wird. Die Ergebnisse sind insofern vielleicht unbefriedigend, als sie etwas Abstraktes, wenig Greifbares an sich haben; sie stehen aber auf festerem Boden, weil dabei vermieden wird, hypothetische Elemente schon in den Unterbau der Schlüsse mit aufzunehmen. Jedenfalls ist es mißverständlich, wenn mir Schulz fortwährend ganz bestimmte Ansichten und Aussagen über die Einwanderungsgeschichte einzelner Arten in den Mund legt und darin einen Widerspruch gegen seine eigenen Angaben findet, während innerhalb meines Gedankengangs die einzeln angeführten Arten zunächst nur als Belege gemeint sind, die rein ziffermäßig für eine bestimmte Wahrscheinlichkeit sprechen[2]). Der Unterschied in der Methode ist tatsächlich größer, der sachliche Unterschied kleiner, als es nach der Darstellung von Schulz erscheinen muß.

Letzteres gilt auch noch in anderer Hinsicht. Hätte Schulz sich bemüht, der Sache auf den Grund zu gehen, so hätte er finden müssen, daß die so zahlreichen Differenzpunkte, die er einzeln hervorzuheben nicht

1) Bei Pflanzengeographen wie Grisebach, Kerner, Engler, Christ, Drude wird man, auch wo sie das Charakteristische der Methode nicht besonders hervorheben, stets finden, daß sie es vermeiden, über die einzelne Art so bestimmte Aussagen zu machen, wie sie bei Schulz ganz gewöhnlich sind. Es wird wohl zuweilen versucht, einzelne Grenzlinien mit bestimmten Faktoren der Pflanzenverbreitung in Verbindung zu bringen; in der Regel erscheinen aber die Einzelareale nur als Belege für eine allgemeinere Erscheinung.

2) Ich habe mich gelegentlich deutlich genug über diesen Punkt ausgesprochen, z. B. Pflanzenleben der Schwäb. Alb. 2. Aufl. I, S. 334 f.: »Auch hier gilt der Vorbehalt, daß etwas Bestimmtes zunächst nur über die Mehrzahl der hierher gehörigen Arten gesagt werden kann, unbeschadet der Möglichkeit, daß bei einer oder der andern die gleichartige Verbreitung nur auf Zufall, das heißt auf anderweitigen, unberechenbaren Ursachen beruht.«

müde wird, sich auf wenige prinzipielle Gegensätze zurückführen lassen und sich als notwendige Folgerungen daraus ganz von selber ergeben. Diese Hauptgegensätze aufzuzeigen und die beiderseitige Begründung an der Hand der Beobachtungstatsachen zu prüfen und zu erörtern wäre jedenfalls sehr viel anziehender und fördernder gewesen als der Streit um hundert nebensächliche Einzelfragen, für die sich kaum jemand interessiert und die noch weniger jemand sicher beantworten kann. Ich denke nicht daran, auf diesen Streit einzugehen, sondern will mich hinsichtlich der sachlichen Differenzen, zu denen ich jetzt übergehe, durchaus nur an die Hauptpunkte halten.

Tatsächlich besteht in den geologischen Ergebnissen eine weitgehende Übereinstimmung. Daß gewisse Bestandteile der heutigen Flora nur während der letzten Gletscherperiode (Würm-Eiszeit Pencks) ihr jetziges Wohngebiet erlangt haben können, daß aus pflanzengeographischen Gründen mindestens eine postglaziale trocken-warme Periode und auf sie folgend eine abermalige Verschlechterung des Klimas, eine im Vergleich mit der Gegenwart kühle Periode[1]) angenommen werden muß, nach deren Aufhören die zurückgedrängten Einwanderer der früheren trocken-warmen Periode sich von sekundären Verbreitungsherden aus aufs neue ausbreiteten, diese Postulate haben sich aus der süddeutschen wie aus der mitteldeutschen Pflanzenverbreitung gleichmäßig ergeben[2]). Ich freue mich aufrichtig dar-

---

1) In diese Periode verlege ich aus Gründen, die Bd. I S. 334 ff. meines Buchs dargelegt sind, übrigens nur vorsichtig und vermutungsweise, die Einwanderung der hochnordisch-subalpinen Gruppe. Auffallenderweise hält sich diese Gruppe, deren Hauptwohngebiet sich mit dem Krummholzgürtel der Alpen deckt, von der Schwäbischen Alb fern, während sie im oberen Alpenvorland, im Schwarzwald und auch im Schweizer Jura reichlich vertreten ist. Die Art, wie mir Schulz bei der Feststellung dieser einfachen Tatsache einen Widerspruch nachzuweisen sucht, ist für seine Kritik charakteristisch. Er stellt aus, daß ich einmal gesagt habe, die Gruppe fehle »soviel wie ganz«, ein andresmal, sie fehle vollständig. Die Sache liegt so. Von der fraglichen Gruppe kommt auf der Alb vor: *Pinus montana*, *Alnus viridis* und *Salix glabra*. Die beiden erstgenannten Arten sind nachweislich eingeschleppt, *Salix glabra* ist nicht in der echten subalpinen, sondern in einer abweichenden, nur dem tieferen Bergland eigenen Form vertreten. Ehe ich diesen Sachverhalt klargelegt, brauche ich einleitend (S. 269) den Ausdruck: Die Gruppe »fehlt so viel wie ganz«. Ich will damit andeuten, daß sie buchstäblich genommen zwar nicht absolut fehlt, daß es aber mit den betreffenden Vorkommnissen eine besondere Bewandtnis hat, so daß sie in Wirklichkeit doch nicht in Betracht kommen. Nachdem ich dieses Verhältnis erklärt habe, kann ich später (S. 300) mit vollem Recht sagen: Die Gruppe fehlt vollständig. Ein Mißverständnis ist hier jedenfalls ausgeschlossen; Schulz kann nur den gewählten Ausdruck beanstanden wollen. Über den richtigen Gebrauch der deutschen Sprache will ich aber mit August Schulz nicht streiten.

2) Die schwierige Frage des Synchronismus mit den aus paläontologischen und anderen Quellen erschlossenen Phasen würde sich durch den Ansatz von Geinitz und Frech (Lethaea geognostica III, 2, 1 [1903] S. 22) am einfachsten lösen, wonach die postglaziale Steppenzeit der Achsenschwankung Pencks entspricht, worauf eine nochmalige, weniger starke Abkühlung mit dem Bühlvorstoß Pencks, dem Stadium der alpinen Tal-

über und halte es für bedeutsam, daß ein so eindringender Kenner der deutschen Flora und Quartärgeologie wie Aug. Schulz von andern Grundlagen aus und auf andern Wegen zu denselben Ergebnissen gelangt ist, zu denen auch die Untersuchung der süddeutschen Pflanzenverbreitung hinführt[1]). Kleinere Unterschiede in der Auffassung des pflanzengeographischen

---

gletscher Kerners folgte; dieses letztere Stadium wäre meiner postglazialen Kälteperiode gleichzusetzen. Daß später wohl noch wiederholt schwächere Klimaschwankungen eingetreten sind, jedoch ohne in der Pflanzenverbreitung jedesmal sicher nachweisbare Spuren zu hinterlassen, habe ich S. 359 meines Pflanzenl. der Schwäb. Alb bereits angedeutet.

1) Für diese Seite der Sache scheint Aug. Schulz bedauerlicherweise keinen Blick zu haben, weil er von der eifersüchtigen Sorge, ob auch seine Verdienste überall genügend anerkannt werden, viel zu sehr in Anspruch genommen ist. In Wirklichkeit waren meine Untersuchungen bereits abgeschlossen, als ich mit der ersten und einzigen Arbeit von Schulz, die mir vor Drucklegung meines Buchs überhaupt zu Gesicht kam und die auch im Literaturverveichnis Bd. II. 385 aufgeführt ist, bekannt wurde. Ich habe diesen Umstand vollständig mit Stillschweigen übergangen und habe die Priorität von Aug. Schulz überall, wo sich irgend Veranlassung dazu bot, rückhaltlos anerkannt. Mehr konnte ich nicht tun. Aber Schulz ist damit weit nicht zufrieden; er beklagt sich, daß ich ihn unter den Begründern der Diluvialsteppentheorie nicht genannt (S. 647), während ich die Dissertation von Petry ausführlich erwähne, wirft mir vor, daß ich mir einbilde, für den Zeitpunkt der Einwanderung der pontischen Steppenpflanzen erst den vollgültigen Beweis erbracht zu haben (S. 647); er tadelt es, daß ich die Änderung seiner Anschauungen über die Einwanderungszeit der Glazialpflanzen unerwähnt gelassen habe (S. 632), ja er streitet (S. 655) sogar um die Ehre, eine nach seiner jetzigen Meinung irrtümliche Ansicht zuerst ausgesprochen zu haben. — Alle diese Vorwürfe sind gänzlich unbegründet. An der Stelle, auf die Schulz hinweist (S. 346), habe ich einen kurzen Überblick über die Hauptetappen in der Entwicklung der Diluvialsteppentheorie gegeben. Neue Beweise für die Existenz einer diluvialen Steppe (darum allein handelt es sich hier) beigebracht zu haben, behauptet Schulz selber nicht; ich hatte keinerlei Veranlassung, ihn in diesem Zusammenhang zu nennen. Das Verdienst aber, das er für sich in Anspruch nimmt, habe ich am richtigen Ort ausdrücklich hervorgehoben, S. 358, wo wörtlich zu lesen steht: »Es sind zwar ohne Zweifel auch damals [während der letzten Interglazialzeit] Steppenpflanzen eingewandert; aber wie mit Recht geltend gemacht wird, mußten diese unter dem feuchtkalten Klima der dritten Vergletscherung bis auf wenige Reste zu Grunde gehen (A. Schulz).« Ich fahre dann fort: »Einen strengeren Beweis für die spätere postglaziale Einwanderung unserer Heidegenossenschaften haben wir in deren Vorkommen im Hegau und im Rheintal von Chur; dort ist ein Überstehen der dritten Gletscherperiode nicht bloß klimatisch, sondern mechanisch unmöglich, weil diese Gelände damals vom Gletschereis selbst eingehüllt waren; und doch beherbergen sie eine reiche Steppenheideflora.« Darauf bezieht sich offenbar die Wendung von Schulz (S. 647): »seine Darstellung macht aber den Eindruck, als ob er glaube, daß erst durch ihn ein sicherer Beweis für diese Annahmen erbracht sei.« Ich meine, der zufällige Umstand, daß in den süddeutschen Verbreitungsverhältnissen ein wichtiges Beweismoment enthalten ist, wodurch die ausdrücklich anerkannte Aufstellung von Schulz eine neue Stütze erhält, gereiche mir in keiner Weise zum Verdienst und noch viel weniger Schulz zum Vorwurf; er sollte sich also nicht darüber aufregen. Daß die Beweisführung Petrys aus der Schulzschen Abhandlung von 1887 geschöpft sein soll, wird von Petry nicht angedeutet, und ich kann das auch jetzt, nachdem ich die Abhandlung gelesen habe, durchaus nicht finden. Was endlich die Änderung der Anschauungen von Aug. Schulz

Charakters einzelner Arten und des Verlaufs der einzelnen Klimaperioden, über die ich mir überhaupt keine so ins einzelne gehenden Ansichten zu bilden wage, scheinen mir im Vergleich damit nebensächlich.

Der Punkt, wo unsere Wege wirklich auseinandergehen und ganz folgerichtig zu einer Reihe von Gegensätzen führen, betrifft die gegenseitige Abgrenzung zweier pflanzengeographischer Gruppen, die ich als die alpine und die südeuropäisch-pontische[1]) Artengruppe bezeichne. Bezüglich der Einwanderungsgeschichte der in meinem Sinne alpinen Arten, d. h. der Arten, die ihr Hauptvorkommen im Alpengebiet oberhalb der Waldgrenze haben und sich auch in ihrem sporadischen Vorkommen im außeralpinen Mitteleuropa von den warmen Niederungen fernhalten, ist Schulz mit mir einig: ihre Einwanderung ist in die jüngste Eiszeit, die Würm-Eiszeit Pencks, zu verlegen. Ebenso herrscht bezüglich des größeren Teils der pontisch-südeuropäischen Steppenheideflora[2]) vollkommene Übereinstimmung: von denjenigen Bestandteilen, die nicht im Alpengebiet vorkommen, nimmt Schulz ebenso wie ich an, daß sie in einer postglazialen trocken-warmen Periode eingewandert sind. Nun gibt es aber noch eine Reihe von Arten, die zwischen den beiden genannten Gruppen eigentümlich in der Mitte stehen; diese schließen sich in der Horizontalverbreitung wie auch in ihrem örtlichen Vorkommen auffallend eng an die Steppenheideflora

---

betrifft, so war ich tatsächlich nicht in der Lage, sie zu berücksichtigen, da der betr. Abschnitt meines Buchs Ende 1898 auch in 2. Aufl. schon gedruckt war; die Änderung ist um so unerheblicher, als Schulz, soviel ich ihn verstehe, jetzt wieder zu seiner älteren Ansicht zurückgekehrt ist. Übrigens war es glücklicherweise nie meine Aufgabe, eine Entwicklungsgeschichte der Ansichten von Aug. Schulz zu schreiben.

1) Unter der »südeuropäischen« Gruppe habe ich die Arten zusammengefaßt, deren Areal noch diesseits der Ostsee mit einer Nordgrenze endigt. Die »pontische« Gruppe umfaßt alle Arten mit Nordwestlinien, soweit sie nicht auch im hohen Norden vorkommen. Ich weiß wohl, daß ich den Ausdruck damit in sehr viel weiterem Sinn anwende, als dessen Schöpfer, Ant. Kerner; aber die Erweiterung ist längst üblich geworden, namentlich bei den norddeutschen Pflanzengeographen, und ich habe den prägnanteren Ausdruck dem blässeren »südöstliche« Gruppe oder gar »erste, zweite Gruppe« vorgezogen.

2) Nur um diese handelt es sich. Es ist ein Mißverständnis, wenn Schulz mir (S. 648) zuschreibt, daß ich die Einwanderung von *Scilla bifolia*, *Ophrys fuciflora*, *Cytisus sagittalis*, *Cirsium bulbosum* u. a. in die postglaziale Steppenzeit verlege. Die Frage nach der Einwanderungszeit von Wald- und Sumpfpflanzen, auch wenn sie dem Areal nach zu den pontischen Arten gehören, lasse ich ausdrücklich offen (S. 381). Schulz verwechselt hier die rein geographische mit der florengeschichtlichen Gruppierung, wiewohl ich mich über den methodischen Gegensatz S. 255 deutlich genug ausgesprochen habe. (»Unsere pflanzengeographischen Gruppen sind keineswegs gleichbedeutend mit dem, was man sonst als Florenelement bezeichnet. Die Einwanderungsgeschichte der einzelnen Art ist in den meisten Fällen hypothetisch; eine pflanzengeographische Florenanalyse ist daher unter diesem Gesichtspunkt gar nicht durchführbar. Wir wollen mit den Begriffen der Genossenschaft und der pflanzengeographischen Gruppe zunächst nur die nackten Tatsachen des Geselligkeitsanschlusses und der geographischen Verbreitung in der Gegenwart ausgedrückt wissen und die Fragen nach dem Ursprung und der Einwanderungs-

an, ersteigen aber gleichzeitig im Gebirge beträchtliche Höhen, meist bis über die Waldgrenze hinaus. Als Beispiele will ich die Arten nennen, die Schulz selbst zum Gegenstand der Kontroverse gemacht hat: *Allium fallax, Biscutella laevigata, Thlaspi montanum, Cotoneaster tomentosa, Coronilla vaginalis, Hippocrepis comosa, Polygala chamaebuxus, Rhamnus saxatilis, Laserpicium siler, Libanotis montana, Pleurospermum Austriacum, Teucrium montanum, Globularia vulgaris, Buphthalmum salicifolium, Leontodon incanus, Crepis alpestris.* Auch sie machen mit ihrem sporadischen Vorkommen, das sich aus dem gegenwärtigen Klima und den Bodenverhältnissen nicht erklären läßt, durchaus den Eindruck von Relikten; ihre eigentümlich schillernde pflanzengeographische Stellung bringt es jedoch mit sich, daß man bezüglich des Klimas, dem sie ihre Ausbreitung verdanken, zu ganz entgegengesetzten Deutungen gelangen kann. Schulz behauptet mit großer Bestimmtheit, daß sie wenigstens auf die Alb während der letzten Eiszeit eingewandert seien. Auch Drude[1]) verlegt ihre Einwanderung im allgemeinen in eine kalte Periode; er bezeichnet die Gruppe als präalpin und nimmt an, daß sie zur Eiszeit, als alle Regionen eine Verschiebung nach unten erlitten, die tieferen Teile Mitteleuropas zusammen mit einer präalpinen Waldflora besiedelten, während gleichzeitig die alpinen Arten sich auf den Höhen der Mittelgebirge festsetzten. Diese Deutung hat gewiß sehr viel Einleuchtendes; sie liegt um so näher, als zahlreiche der fraglichen Arten schon bisher nach der herkömmlichen Auffassung als Alpenpflanzen gegolten haben, deren Vorkommen außerhalb der Alpenkette nur als Ausnahme erschien.

Es ist jedoch wohl folgendes zu bedenken. Als entscheidendes Merkmal eines Relikts wurde es immer angesehen, daß die jetzigen sporadischen Vorkommnisse von dem Hauptverbreitungsgebiet durch weite, für die Pflanze heute unzugängliche Räume getrennt sind. Speziell auf eine Einwanderung während einer kalten Periode läßt sich mit einiger Sicherheit nur dann schließen, wenn die fragliche Art im warmen Tiefland heute überhaupt

---

geschichte einer besonderen Untersuchung vorbehalten.«) Neuerdings hat sich auch Marie Jerosch über den Gegensatz von geographischer, genetischer und historischer Gruppierung sehr klar und lehrreich ausgesprochen (Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. 1903. S. 73 ff.). — Unter der Steppenheideflora verstehe ich dasselbe, was sonst wohl als »Flora trockener Hügel« oder »pontischer Hügel«, als Triftflora u. s. f. bezeichnet wird. Der Ausdruck »Hügelflora« will angesichts der über 1000 m hohen Felsenhöhen der Alb, des Schweizer Jura und des Wiener Kalkgebirges nicht passen. Der Name Heide ist von den südbayrischen Heiden genommen; durch den Beisatz wird die nahe floristische Verwandtschaft mit den südöstlichen Steppen im Gegensatz zur baltischen Ericaceenheide angedeutet. Den Ausdruck braucht auch Marie Jerosch S. 135 und 145.

1) Verhandlungen der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte 1892. — Über die Anordnung der Vegetation im Karwendelgebirge. Sitzungsber. Isis 1900, S. 7. — Die postglaziale Entwicklungsgeschichte der hercynischen Hügelformationen. Abh. Isis 1900, S. 79. — Der hercynische Florenbezirk 1902, bes. S. 195—196, 630.

nicht oder nur ganz ausnahmsweise an außergewöhnlich kühlen Standorten, etwa in Torfmooren, an Ufern, in schattigen Schluchten, anzutreffen ist. Andernfalls ist eine Einwanderung gerade während einer kalten Periode nicht zwingend zu erweisen, wenn auch als Möglichkeit nicht von vornherein ausgeschlossen.

Nun liegt es bei allen den aufgezählten Arten tatsächlich so, daß sie auch im Tiefland, mitten in der Weinregion, und gerade an besonders warmen, sonnigen Standorten recht wohl zu leben vermögen, wie aus folgenden Belegen hervorgeht.

In der oberrheinischen Tiefebene, und somit in den wärmsten Strichen Deutschlands überhaupt kommen vor: *Allium fallax*, *Biscutella laevigata*, *Thlaspi montanum*, *Cotoneaster tomentosa*, *Hippocrepis comosa*, *Libanotis montana*, *Teucrium montanum*, *Globularia vulgaris*, *Buphthalmum salicifolium*; und zwar wachsen diese Arten nicht etwa an den Rheinufern oder auf Torfmooren, sondern an den wärmsten Standorten, im Kaiserstuhl, auf dem Isteiner Klotz, auf den Kalk- und Lößhügeln, die die Rheinebene beiderseits besäumen.

Dem warmen Maingebiet in der Umgebung von Würzburg, Schweinfurt u. s. f. gehören folgende Arten an: *Allium fallax*, *Biscutella laevigata*, *Thlaspi montanum*, *Hippocrepis comosa*, *Polygala chamaebuxus*, *Libanotis montana*, *Teucrium montanum*, *Globularia vulgaris*, *Buphthalmum salicifolium*.

Besonders stark sind die fraglichen Arten auf den südbayrischen Heiden vertreten, von denen ENGLER[1]) schon 1879 ausgesprochen hat, daß sie ihre Pflanzenbesiedlung wohl zu einem wesentlichen Teil der Zieselperiode, einer Periode mit trocknen und etwas längeren Sommern verdanken. Es wachsen auf dem Lechfeld[2]): *Allium fallax*, *Biscutella laevigata*, *Coronilla vaginalis*, *Hippocrepis comosa*, *Polygala chamaebuxus*, *Rhamnus saxatilis*, *Laserpicium siler*, *Libanotis montana* (S. 780), *Teucrium montanum*, *Globularia vulgaris*, *Buphthalmum salicifolium*, *Leontodon incanus*, *Crepis alpestris*; auf der Garchinger Heide: *Biscutella laevigata*, *Coronilla vaginalis*, *Hippocrepis comosa*, *Polygala chamaebuxus*, *Rhamnus saxatilis*, *Libanotis montana* (S. 780), *Teucrium montanum*, *Globularia vulgaris*, *Buphthalmum salicifolium*, *Leontodon incanus*, *Crepis alpestris*.

Auf der Welser Heide in Oberösterreich finden sich, ebenfalls mit zahlreichen südlichen und südöstlichen Formen beisammen: *Biscutella laevigata*, *Hippocrepis comosa*, *Teucrium montanum*, *Globularia vulgaris*, *Buphthalmum salicifolium*, *Leontodon incanus*, *Crepis alpestris* (vergl. DUFTSCHMID, Flora v. Oberösterreich 1870—85).

---

1) Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt I. S. 172.

2) Nach SENDTNER, Vegetationsverhältn. Südbayerns 1854, S. 447 ff. Einige der Arten sind wohl inzwischen verschwunden.

Unter den Charakterpflanzen des warmen Lößgebiets der Wachau (bei Melk in Niederösterreich), des bekannten Fundplatzes pontischer Steppenpflanzen, nennt Ant. Kerner (Pflanzenleben der Donauländer 1863, S. 302 f.): *Allium fallax*, *Biscutella laevigata*, *Thlaspi montanum*, *Hippocrepis comosa*, *Polygala chamaebuxus*, *Laserpicium siler*, *Libanotis montana*, *Teucrium montanum*, *Globularia vulgaris*, *Buphthalmum salicifolium*, *Leontodon incanus*.

Auch in der Umgebung von Wien wächst noch dieselbe Gesellschaft an den wärmsten, sonnigsten Standorten zwischen lauter südlichen und südöstlichen Formen. So bezeichnet Neilreich (Nachträge zur Flora von Wien 1851) als zur »Flora der Hügel und Waldberge bis 2500′ Höhe« gehörig: *Allium fallax*, *Biscutella laevigata*, *Thlaspi montanum*, *Cotoneaster tomentosa*, *Coronilla vaginalis*, *Hippocrepis comosa*, *Polygala chamaebuxus*, *Rhamnus saxatilis*, *Laserpicium siler*, *Teucrium montanum*, *Leontodon incanus*. Zur »Hügelflora« (S. 32) gehören *Globularia vulgaris*, *Buphthalmum salicifolium*; unter den Charakterpflanzen des Wiener Kalkgebirges (höchster Punkt 2622′) wird außer den genannten Arten auch *Libanotis montana* noch aufgeführt (Neilreich, Flora v. Wien 1846, S. LI).

Eine größere Anzahl der fraglichen Arten kommt sogar im ungarischen Tiefland noch vor. Als Bestandteile der »Vegetationsform sonniger buschiger Stellen«, die ihren Sitz »vorzugsweise auf tertiären Hügeln, dann auf niedrigen Kalk- und Trachytbergen, meistens in der Nähe der Weingärten« hat, werden von Neilreich[1]) u. a. genannt: *Buphthalmum salicifolium*, *Leontodon incanus*, *Teucrium montanum*, *Globularia vulgaris*, *Libanotis montana*, *Laserpicium siler*, *Pleurospermum Austriacum*, *Biscutella laevigata*, *Coronilla vaginalis*, *Hippocrepis comosa*; ferner als Bestandteile der (nicht alpinen) Vegetationsform der Felsen und steinigen Plätze: *Allium fallax*, *Crepis alpestris*, *Thlaspi montanum*. Zwei Arten gehören selbst der ungarischen Grassteppe an: *Globularia vulgaris* und *Hippocrepis comosa* (S. 94—95).

Zur ferneren Kennzeichnung mögen noch folgende Angaben dienen:

Allium fallax kommt auch im südwestrussischen Steppengebiet vor, wird von H. Christ (Pflanzenleben der Schweiz 1879, S. 129) unter die Pflanzen gerechnet, die Uri und dem angrenzenden Vierwaldstättersee ein entschieden südliches Gepräge verleihen, gehört zu der *Cytisus*-Genossenschaft Drudes (Isis-Festschrift 1885. S. 104), wird von Schulz selbst (Grundzüge 1894, S. 182) zu den Thermophyten gerechnet und ist (Entw. Skandin. 1900, S. 63) während einer heißen Periode in Skandinavien eingewandert, ist nach Gräbner (Die Heide Norddeutschlands 1901, S. 44) pontisch und wächst nach Domin (Beitr. zur Kenntnis der Phanerogamenflora in Böhmen. Sitzber. der kgl. böhm. Ges. der Wiss. XXII. 1902, S. 2) in Gesellschaft der wärmeliebenden pontisch-pannonischen Typen Südböhmens.

Biscutella laevigata gehört nach Sendtner (Vegetationsverh. Südb. 1854, S. 451)

---

1) Aufzählung der in Ungarn und Slavonien bisher beobachteten Gefäßpflanzen 1866, I. S. 88 ff.

zu den Heidepflanzen, »deren Region vom Niveau der Ebene bis zu den Alpen sich erhebt«, auf die die Bezeichnung als Alpenpflanzen daher nicht zutrifft; wächst nach A. Kerner (Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östl. Alpen. Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 97, 1888, Abt. 1, S. 24) im Wienerbecken von den Weinbergen bis in die alpine Region hinauf und ist wahrscheinlich als eine Pflanze des Hügellandes zu betrachten, die sich nach der letzten diluvialen Eiszeit in der alpinen Region einbürgerte. Nach Magnin (La végétation de la région lyonnaise 1886, p. 117) wächst die Pflanze auf Hügeln bei Crémieux und wird als »caractéristique de la zone inférieure du Jura« bezeichnet[1]). Nach Drude (Verteilung östl. Pflanzengenossensch. II. Isis 1895, S. 57. Hercyn. Florenbezirk S. 189) ist sie ein Bestandteil der trockenen Sand- und Hügelflora. Nach Beck (Vegetationsverh. der illyr. Länder 1901, S. 253) gehört die Pflanze zur Formation der Karstheide. Schulz endlich hat sie 1894 (Grundzüge S. 187) unter den Thermophyten aufgezählt und nimmt an (Entw. Saalebez. 1898, S. 139), daß sie in gewisse Bezirke in der ersten heißen Periode eingewandert sei (ebenso Entw. Mitteleur. 1899, S. 244 und Studien 1902, S. 41). Auch in Oberitalien ist sie Bestandteil der Hügelflora (Parlatore, Flora italiana, cont. da Caruel IX. p. 652 ff.).

Thlaspi montanum wächst in den Steppengebieten Südrußlands, nach Parlatore-Caruel (IX. 705) auf Hügeln bei Parma, wurde von Schulz 1894 (Grundzüge S. 118) zu den Thermophyten gerechnet und war noch 1898 nach demselben Gewährsmann (Entw. Saalebez. S. 183) während einer warmen Periode eingewandert.

Cotoneaster tomentosa gehört zur Flora des Kaiserstuhls bei Freiburg, wächst in Tirol (nach Hausmann, Flora von Tirol 1854, S. 287) an Felsen und Abhängen »bis in die Voralpen« und gehört nach Beck (Vegetationsverh. illyr. Länder 1901, S. 235) zur Schwarzföhrenformation.

Coronilla vaginalis ist in Niederösterreich (nach Beck, Flora von Niederösterreich 1890—93, S. 868) an steinigen, sonnigen Stellen in der Kalkzone »bis in die Alpenregion« (somit auch in den tiefern Regionen) häufig; die Pflanze macht im Geragebiet »durchaus den Eindruck eines Einwanderers der ersten heißen Periode« (Schulz, Entw. Saalebez. 1898, S. 56) und »hat sich auch auf der bayrischen Hochebene durchaus dem veränderten Klima angepaßt und macht den Eindruck eines Einwanderers der heißen Periode« (ebenda S. 157); auch später noch (Studien 1902, S. 50) ist von einer Neuanpassung an höhere Sommerwärme die Rede.

Hippocrepis comosa wächst nach Kerner (Pflanzenleben der Donauländer 1863, S. 316) ebenso in den Tiefländern der Donau wie in den Alpen, ist nach Kirschleger (Flore d'Alsace III. 1862, S. 59) in der Rheinebene typische Lößpflanze, nach Magnin (Végétation de la région lyonnaise 1886, p. 128) auch im Rhonetal bei Lyon verbreitet, wird 1894 von Schulz (Grundzüge S. 104) zu den Thermophyten gerechnet und ist (Studien 1902, S. 50) »nicht nur während der kalten, sondern auch während der ersten heißen Periode eingewandert«. Nach Beck (Vegetationsverh. der illyr. Länder 1901) ist die Pflanze ein Bestandteil des mediterranen Schwarzföhrenwalds (S. 144) der dalmatinischen Felsheide (S. 163), der Karstheide (S. 253); auch von Adamović (Bot. Jahrb. XXVII. 1900, S. 359) wird sie zu den mediterranen Elementen der serbischen Flora gerechnet.

Polygala chamaebuxus kommt auch im ungarischen Tiefland vor (Neilreich, Aufzählung II. S. 299), in Oberitalien bei Locarno in einer Höhe von 250—300 m (Parla-

---

1) *Biscutella laevigata* und *Rhamnus saxatilis* gehören zu den Arten, von denen Magnin S. 220 sagt: bien que pouvant s'élever plus ou moins haut dans la montagne, se comportent, par leur prédilection pour les vallées et les expositions chaudes ou leur abondance sur nos coteaux, plutôt comme des espèces méridionales.

tore-Caruel IX. p. 96), in Tirol auf waldigen Triften und Heiden »bis in die Alpen« (Hausmann, Flora von Tirol 1854, S. 111).

Rhamnus saxatilis bevorzugt von der unteren Donau bis zum Rhonebecken fast überall, wo sie vorkommt, die warmen, tiefgelegenen Standorte. In Ostserbien ist der Strauch ein Bestandteil der Felsentrift des niedern Hügellandes (Adamović in Bot. Jahrb. XXVI. 1899, S. 137); in Ungarn wächst er an steinigen, buschigen Stellen der Kalkgebirge, so auf dem Ödenburger Zuge am Neusiedler See, die Unterart *Rh. tinctoria* »auf Weinbergen in Sirmien und im Banat« (Neilreich, Aufzählung II. S. 301); in den illyrischen Ländern ist er ein Bestandteil des mediterranen Schwarzföhrenwalds (Beck 1901, S. 143), in Niederösterreich auf sonnigen, steinigen Stellen der Kalkberge bis auf die höhern Voralpen (1000 m) häufig (Beck, Flora von Niederösterreich); auch in Oberösterreich kommt er »an steinigen, sonnigen Hügeln und Abhängen« vor und steigt nicht über 3000′ hinauf (Duftschmid). In Tirol gehört er zur aquilonaren Flora Kerners und wächst besonders an südlichen Lehnen bei Innsbruck (Kerner in Sitzungsber. Akad. Wien 97. I. 1888, S. 8); auch Hausmann gibt aus dem Tirol lauter tief und südlich gelegene Fundorte an. In Bayern erstreckt sich sein Wohngebiet in den Alpen und deren Vorland von 1250—4184′. In der Schweiz geht er westwärts nur bis zum Rheintal von Schaffhausen, Zürich und Chur. Im Rhonetal erscheint *Rh. saxatilis* wieder als ausgesprochener Thermophyt; er wächst nach Magnin (Végét. de la région lyonnaise 1886) im Rhonethal (p. 92), in unmittelbarer Umgebung von Lyon (p. 135), bei Décines (Bas-Dauphiné) unter 250 m (p. 104), bei Charvieux (p. 105) »dans les expositions chaudes de Vernas, Hyères etc.« als Bestandteil der colonies des plantes thermophiles (p. 118). Vergl. auch die oben S. 189 bei *Biscutella laevigata* wiedergegebene Bemerkung.

Laserpicium siler tritt in den illyrischen Ländern als Bestandteil der Karstheide auf (Beck, Vegetationsverh. der illyr. Länder 1901, S. 253), ist in Niederösterreich häufig in der Kalkzone bis in die Krummholzregion (Beck, Flora von Niederösterreich S. 659), wächst in Oberitalien am Südhang der Alpen an zahlreichen niedrig gelegenen Standorten zwischen 300 und 800 m (nach Parlatore-Caruel VIII. p. 519). In Serbien gehört die Pflanze zur Šibljak-Formation »an den Lehnen der Hügel und niederen Berge der untersten Region« (Adamović in Bot. Jahrb. XXXI. 1902, S. 10, 12).

Libanotis montana ist in Südrußland Steppenpflanze, wächst in Niederösterreich »auf den Tertiärhügeln nördlich der Donau bis in die Wachau und Hardegg« (Beck, Flora von Niederösterreich S. 636), in der Nähe der Weingärten (Neilreich, Flora von Niederösterreich), ist in der Schweiz nach Christ (Pflanzenleben der Schweiz 1879, S. 138) charakteristisch für den warmen Kessel von Tiefenkasten, nach Drude (Verteilung östl. Pflanzengenossensch. Isis 1895, S. 55) Bestandteil der trockenen Geröllformation Sachsens; nach Blytt (Bot. Jahrb. XVII. Beibl. 41. p. 18) gehört sie zur subborealen Reliktenflora und ist sehr häufig auf der Silurformation in der nächsten Umgebung Christianias, wo die Pflanze in den niedrigst gelegenen Gegenden das Zentrum ihrer Verbreitung hat.

Pleurospermum Austriacum kommt in den Steppengebieten Südwestrußlands vor, ist in Ungarn (nach Neilreich, Aufzählung I S. 90) Bestandteil der »Vegetationsform sonniger buschiger Stellen« und wächst nach Christ (Pflanzenleben der Schweiz S. 204) in Menge in der Kastanien- und Buchenregion des Monte Generoso. Auch Schulz findet 1899 (Entw. Mitteleurop. S. 282), »daß die heutige Verbreitung freilich auf Neuausbreitung in späterer, wärmerer Zeit zurückgeführt werden muß«, daß die Art sich teilweise an höhere Sommerwärme angepaßt hat (Studien 1902 S. 52).

Teucrium montanum wird von Ledebour für Südrußland und die Steppen am Altai angegeben, ist nach Adamović (Bot. Jahrb. 26 S. 139) Bestandteil der Felsentrift im niederen Hügelland Ostserbiens, gehört nach Beck (Vegetationsverh. der illyr. Länder S. 105) zur dalmatinischen Felsheide (mediterrane Formation) und zur Karstheide (S. 254),

wächst nach Parlatore-Caruel (VI, 303) an zahlreichen Orten Oberitaliens, auch in der Poebene, nach Kerner, Neilreich, Beck, Duftschmid, Sendtner überall in den Tiefländern der Donau, ebenso nach Magnin (Végét. de la région lyonnaise) im Rhonetal (S. 92) und bei Décines (S. 104), und gehört unter die plantes méridionales (S. 230). Auch Schulz hat die Pflanze 1894 noch zu den Thermophyten gerechnet (Grundzüge S. 26, 104, 119).

Globularia vulgaris wächst in der Dobrudscha (Brandza, Flora Dobrogei 1898 S. 335) auf felsigen Hügeln, in Serbien als Bestandteil der Felsentrift des niederen Hügellands (Adamović im Bot. Jahrb. 26 S. 139), gehört in Ungarn der Puszta an (Kerner, Pflanzenleben der Donauländer S. 293), in den illyrischen Ländern der Karstheide (Beck S. 254); von Niederösterreich bis zum Lech wächst sie überall auf den Heiden des Alpenvorlands (Kerner, Duftschmid, Sendtner), ist in Südbayern »auf Heidewiesen, auf steinigen Hügeln ziemlich verbreitet bis an den Fuß der Alpen« (nicht weiter!). Auf der Rheinebene ist *Globularia vulgaris* »sehr gemein von Basel bis Straßburg« (Kirschleger I. 647), ist Bestandteil der von Jännicke als Steppenrelikt erkannten Sandflora von Mainz (Die Sandflora von Mainz 1892, S. 12) und gehört zu der Flora der Tertiärkalkfelsen in der Rheinpfalz, wo die Pflanze zusammen wächst mit *Hutchinsia petraea*, *Arabis auriculata*, *Alsine Jacquinii*, *Potentilla opaca*, *Trinia glauca*, *Sedum dasyphyllum*, *Stipa pennata* (Lauterborn, Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins I. Mitteilungen der Pollichia 1903. Sonderabdr. S. 8). Auch Schulz hat die Art 1899 (Entw. Mitteleuropas S. 389) zu seiner zweiten Hauptgruppe (kontinentale Arten) gerechnet und glaubt (Studien 1902, S. 51), daß sie möglicherweise in der ersten heißen Periode eingewandert sei.

Buphthalmum salicifolium ist in den illyrischen Ländern (Beck S. 246) Bestandteil des Buschwalds der Eichenregionen sowie der Karstheide (S. 254), wächst in Niederösterreich an steinigen, buschigen Stellen, in Weingärten usw. bis in die Krummholzregion (Neilreich, Flora von Niederösterreich), im Tirol auf buschigen Hügeln und Triften »bis an die Alpen« (Hausmann S. 431); im Südwesten nach Magnin (Végét. de la région lyonnaise p. 229) dans le Bugey méridionale, eine der plantes méridionales.

Leontodon incanus in Niederösterreich nach Neilreich (Flora von Niederösterreich) auch auf tertiären Kalkhügeln, ebenso in Oberösterreich nach Duftschmid (II. S. 541), in Südbayern auf Heideland, an trocknen, sonnigen Abhängen (Sendtner S. 806), im Tirol an Kalkfelsen und steinigen Triften »bis in die Alpen«, in den illyrischen Ländern Bestandteil des mediterranen Schwarzföhrenwalds (Beck S. 143) und der dalmatinischen Felsheide (S. 164).

Crepis alpestris wächst nach Neilreich (Aufzählung II. S. 137) in Ungarn auf Felsen und sonnigen Kalkbergen, nach Sendtner (Südbayern S. 451, 809) auf Heidewiesen bis zur Isarmündung herab und darf nicht als Alpenpflanze angesehen werden; in den illyrischen Ländern wird sie von Beck (S. 247) als voralpiner Bestandteil des Buschwalds der Eichenregion bezeichnet.

Für die Vorkommnisse im Hochgebirge bedarf es keiner Belege, da es sich um eine von niemand bezweifelte Tatsache handelt. Nun liegt die Sache ganz augenscheinlich so. Rein empirisch betrachtet hat man hier Arten vor sich, die sowohl im Hochgebirge (*Thlaspi montanum* und *Pleurospermum Austriacum* auch im hohen Norden) wie im warmen Tiefland, jedoch überall nur sporadisch vorkommen. Das gegenseitige Verhältnis der beiderseitigen Vorkommnisse ist bei den einzelnen Arten quantitativ sehr verschieden und durchaus nicht leicht abzuschätzen. *Crepis alpestris* z. B. hat ihren Schwerpunkt entschieden im Gebirge, in etwas geringerem Grad *Coronilla vaginalis*, *Pleurospermum Austriacum*, *Polygala*

chamaebuxus, Laserpicium siler. Bei *Allium fallax, Biscutella laevigata, Cotoneaster tomentosa, Buphthalmum salicifolium, Leontodon incanus* dürfte unter Berücksichtigung des Umstandes, daß die Bedingungen für Erhaltung ursprünglicher Standorte im Gebirge günstiger sind als mitten im Kulturland, annähernd ein Gleichgewicht festzustellen sein. *Thlaspi montanum, Hippocrepis comosa, Rhamnus saxatilis, Libanotis montana, Teucrium montanum, Globularia vulgaris* werden in tieferen Regionen eher stärker vertreten sein als im Hochgebirge. Aber auch für die einzelne Art schwankt das Verhältnis von Ort zu Ort, und es ist sehr bezeichnend, wie unbefangene Floristen, die ganz unbekümmert um Wanderfragen lediglich die unmittelbar vorliegenden Verbreitungsverhältnisse zu charakterisieren streben, ein und dieselbe Art bald als Alpenpflanze bezeichnen, die bis in das Tiefland herab vorkomme, bald als Tieflandspflanze, die sich bis zu den Voralpen hinauf erstrecke — je nachdem die Fundorte hier oder dort etwas dichter gesät sind. Dabei macht sich leicht noch eine gewisse Zwangsvorstellung geltend, die alle sporadischen Vorkommnisse im eigenen Beobachtungsgebiet als sekundär erscheinen und die wahre Heimat der fraglichen Art in der Ferne suchen läßt. So war man ja lange Zeit geneigt, die Heimat der gesamten Alpenflora, soweit sie nicht endemisch ist, in die Polarländer oder in die Gebirge Zentralasiens zu verlegen; ebenso liegt es dem Floristen des Flachlandes stets nahe, Pflanzenarten, die in seinem Forschungsgebiet sporadisch erscheinen und von denen er weiß, daß sie im Alpengebiet vorkommen, ohne weiteres für Alpenpflanzen zu erklären. Forscher, die im Hochgebirge zu Hause sind, wie etwa Sendtner, Kerner, Hausmann, Christ, pflegen darüber anders zu denken.

Wiewohl nun nach allgemein anerkanntem Grundsatz die gegenwärtige Verbreitungsdichtigkeit über Wander- und Heimatfragen nicht entscheiden kann, so ist es unter den dargelegten Umständen doch durchaus begreiflich, wie die strittigen Arten in den Ruf von Alpenpflanzen oder Voralpenpflanzen kommen konnten, und auch daß man bezüglich des Ursprungs und der Einwanderungszeit die entsprechenden Folgerungen aus dieser Auffassung gezogen hat. Über die bloße Feststellung einer Möglichkeit wird man jedoch nach dieser Richtung hin, wenigstens solange keine fossilen Belege vorhanden sind, nicht hinauskommen. Denn die These, daß die fraglichen Arten über die warmen Tiefländer weg nur während der Eiszeit haben wandern können, wird angesichts der vorgeführten Verbreitungstatsachen kaum jemand verteidigen wollen. Es fehlt also, auch wenn man die Möglichkeit einer Einwanderung während einer kalten Periode einräumen will, doch an einem zureichenden Grund für diese Annahme.

Die entgegengesetzte Auffassung, welche die Zeit der größten Ausbreitung in eine trockenwarme Periode verlegt, und welche wenigstens bezüglich einzelner Arten aus dieser Gruppe von Kerner, Drude, Blytt und, wenn ich die Stelle recht verstehe, auch von Beck v. Mannagetta (Vege-

tationsverhältnisse der illyrischen Länder 1901, S. 466) vertreten wird, ist in den Tatsachen jedenfalls ebensogut begründet. Wollte man aus den Verwandtschaftsverhältnissen auf die ursprüngliche Heimat schließen, so würde man auf das Mediterrangebiet geführt; das ist aber ja bei zahlreichen Alpenpflanzen ebenso wie bei Steppenpflanzen der Fall. Die Vorkommnisse an den sonnigsten Standorten des warmen Tieflands mitten unter einer unbestrittenen Steppenflora sprechen jedenfalls für ein steppenartiges Klima als Zeit der Ausbreitung. Und die Vorkommnisse im Hochgebirge sprechen nicht dagegen, sobald man nicht bloß rein schematisch die Meereshöhe, sondern die tatsächlichen Lebensverhältnisse daselbst ins Auge faßt. Die fraglichen Arten besiedeln nämlich auch hier durchweg die wärmsten, sonnigsten Südhänge[1]), wo durch die verstärkte Insolation und die verdünnte und zugleich stark bewegte Luft, welche vermehrte Transspiration bewirken muß, bekanntlich Verhältnisse geschaffen werden, die in mancher Beziehung an die Steppe erinnern. Wer die Pflanzen hier beobachtet, wird schwerlich auf den Gedanken verfallen, daß das Eintreten eines feuchtkalten Klimas[2]) ihre Existenzbedingungen verbessern und ihre Ausbreitung befördern würde. Viel leichter durchführbar ist die entgegengesetzte Auffassung, daß nämlich während einer trockenwarmen, jedenfalls während einer trockenen Periode diese sonnenliebenden Gewächse ihre größte Ausbreitung erlangt, daß damals von den steppenartigen Landschaften der Donauländer, des Rhonebeckens und der Karstländer her auch das Alpengebiet ebenso wie die Alb und andere Kalkgebirge eine Invasion von Steppenpflanzen erlebt hat, die dann später, soweit sie höhere Ansprüche an die Wärme stellen, daselbst wieder ausgestorben sind, während die härteren Arten sich an sonnigen Südhängen auch in bedeutenderen Höhen bis heute erhalten haben. Daß diese Vorstellung wenigstens für einzelne Arten durchaus zutrifft, läßt sich direkt erweisen durch die Einschlüsse der Höttinger Breccie, welche zeigen, daß während einer trockenwarmen Interglazialzeit, als die Schneegrenze 400 m höher lag als in der Gegenwart, im Inntal *Polygala chamaebuxus* mit *Rhododendron Ponticum* und *Buxus sempervirens* 1150 m ü. M. gelebt hat (R. v. Wettstein, Die fossile Flora der Höttinger Breccie. Denkschr. Akad. Wien 59, 1892, S. 479. — A. Penck u. Ed. Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter 1903, S. 383 ff.).

---

1) H. Christ z. B. (Pflanzenl. der Schweiz 1879 S. 196) nennt unter den Pflanzen der stark besonnten Abhänge, »deren Gesamtheit deutlich die Erhöhung der lokalen klimatischen Werte dartut«: *Libanotis montana*, *Laserpitium siler*, *Buphthalmum salicifolium*. Nach A. Kerner (Pflanzenl. der Donauländer 1863. S. 251 f.) gehören *Hippocrepis comosa* und *Teucrium montanum* zur Formation der *Carex humilis*, als deren Standort die »Mittagsseite sonniger trockener Bergabhänge« bezeichnet wird.

2) Ein solches nimmt auch Schulz für die letzte Eiszeit an. 1894 hat er allerdings lebhaft die Ansicht vertreten, daß die Haupteiszeit eine trocken kalte Periode gewesen sei; er hat aber später, soviel ich sehe, davon keinen Gebrauch mehr gemacht.

Aug. Schulz nimmt in dieser Frage im allgemeinen eine Mittelstellung ein. In die wärmeren Länder wie Niederösterreich, Ungarn und Südrußland können auch nach seiner Meinung die umstrittenen Arten wenigstens zum Teil nur während einer trockenwarmen Periode gelangt sein; aber sie haben sich diesem Klima erst nachträglich angepaßt, und in andere Landstriche sollen sie bereits vorher in anderer Anpassung, als Glazialpflanzen, eingewandert sein. Die allgemeine Möglichkeit derartiger Akklimatisationsvorgänge ist grundsätzlich durchaus zuzugeben; auch ich bin bei meinen Untersuchungen auf Fälle verschiedenartiger Anpassung einer und derselben Art wiederholt gestoßen und bin überzeugt, daß z. B. bei *Polygala chamaebuxus*, *Pleurospermum*, *Thlaspi montanum* solche Fälle tatsächlich vorliegen. Indessen wird man zu einer solchen Annahme doch ohne zwingenden Grund nicht greifen, und jedenfalls wird die Frage, ob eine Art in dieser oder jener Anpassung in ein bestimmtes Gebiet eingewandert ist, nur von Fall zu Fall auf Grund der tatsächlichen Verbreitungsverhältnisse zu entscheiden sein, soweit eine sichere Entscheidung in derartigen Fragen überhaupt möglich ist.

Die Gründe, die Aug. Schulz veranlassen, mit so großer Bestimmtheit zu versichern, daß die Arten der vielbesprochenen Gruppe gerade auf die Alb in der Anpassung an ein kaltes Klima, während der jüngsten Eiszeit gelangt seien, habe ich weder in seiner neuesten Arbeit noch in den früheren Abhandlungen finden können. Vielleicht hat der Umstand, daß manche von diesen Arten auf den Höhen der Schwäbischen und Fränkischen Alb vorkommen und dem tieferen nordwestlichen Vorland, insbesondere dem warmen Neckarland fehlen, zu der Annahme geführt. Allein eine Erklärung für die freilich auffallende Erscheinung ist damit keineswegs gegeben; denn es ist doch offenbar ungereimt, anzunehmen, daß es den fraglichen Arten im Neckargebiet zu warm sei, während sie, wie gezeigt wurde, im ebenso warmen Maingebiet und in der noch wärmeren oberrheinischen Tiefebene in Menge vorkommen. Die Erklärung ist vielmehr einfach darin zu suchen, daß sich vor dem ganzen Nordwestabfall der Alb ein breiter Streifen von Lias- und Keuperböden herlagert, der von den Steppenheidepflanzen tatsächlich gemieden wird und daher wie in der Gegenwart so wohl zu allen Zeiten als Ausbreitungshindernis gewirkt hat.

Die Untersuchung der tatsächlichen Verbreitungsverhältnisse in Südwestdeutschland wird vielmehr, wenn man zwischen den beiden Annahmen die Wahl hat, zum entgegengesetzten Ergebnis führen müssen. Stellt man nämlich die süddeutschen Verbreitungsbezirke der unbestritten alpinen Arten und auf der anderen Seite die Bezirke der unbestritten pontischen und südeuropäischen Steppen- oder Steppenheidepflanzen zusammen, so erhält man zwei wohlunterschiedene Verbreitungstypen. Die alpine Gruppe ist abgesehen vom Alpengebiet selbst in erratischem Vorkommen über das obere Alpenvorland, die südlichen Vogesen und den südlichen Schwarzwald

verbreitet, außerdem über den Schweizer Jura und die Schwäbische Alb nordostwärts bis zum Flußgebiet der Fils. Außerhalb dieses Verbreitungsbezirks, also namentlich auf der östlichen Alb, im fränkischen Jura und auf den Höhen des Keupergebiets werden unbestritten alpine Arten nur ganz ausnahmsweise beobachtet[1]. Die südeuropäisch-pontischen Steppenheidepflanzen dagegen halten sich vorwiegend an die Niederungen; am reichsten sind sie in der oberrheinischen Tiefebene vertreten, weiterhin im warmen Maingebiet, etwas schwächer im Neckargebiet, dann auf der Donauebene, aber auch auf der Fränkischen und Schwäbischen Alb, und zwar überraschenderweise bis auf deren bedeutendste, 1000 m erreichende Höhen hinauf. Dem Schwarzwald, dem Böhmerwald und Bayrischen Wald, dem Odenwald und Spessart, dem Innern der Keuperlandschaft fehlt diese Gruppe. Wären nun, wie Schulz will, die »präalpinen« Arten zusammen mit den alpinen eingewandert, so müßte man erwarten, daß sie auch in ihrer jetzigen Verbreitung sich ihnen im allgemeinen anschließen. Das ist aber nicht der Fall: sie fehlen

1) Zu den unzweifelhaft alpinen Arten oder Glazialpflanzen im engeren Sinne gehört sicher nicht *Arabis petraea*, die allerdings in den arktischen Ländern und vereinzelt im Hochgebirge vorkommt, aber auch in den warmen Niederungen der Donauländer, z. B. bei Weltenburg (1150′ ü. M. nach Sendtner, Veget.-Verh. Südb. S. 734), in der Wachau (Kerner, Donauländer S. 303), bei Wien (Neilreich, Nachtr. zur Flora von Wien 1851 S. 47) und auch noch in Ungarn (Neilreich, Aufz. I S. 92), ebenso am Altai in den niederen Steppen (Engler, Versuch einer Entwicklungsgesch. S. 128, 129). Auch Schulz hat 1898 angenommen, daß die Art »in dem Südosten vielleicht erst in der ersten heißen Periode aus Ungarn eingewandert« sei (Entwicklungsgesch. Saalebez. S. 129). Würde *Arabis petraea* zur Flora der Schwäb. Alb gehören, so hätte ich sie auf Grund dieser Verbreitungsverhältnisse zu den Arten mit doppeltem Areal gestellt. Zur Charakteristik eines Gebiets können solche Arten nichts beitragen, ich habe sie daher bei der kurzen Vergleichung zwischen Schwäbischer und Fränkischer Alb gar nicht erwähnt, was Schulz auffallend findet (S. 641). Auf keinen Fall wird man das Vorkommen einer Art von solch zweifelhafter Stellung zu irgend einem geologischen Rückschluß verwerten können. — Bei dieser Gelegenheit kann ich noch einen andern Punkt erledigen, den Schulz ebenfalls auffallend findet. Er sagt S. 636 Anm. 1: »Gradmann schließt sich hinsichtlich der Anzahl, des Umfanges usw. der großen Vergletscherungen der Alpen und ihres Vorlandes an Penck an, erwähnt aber eigentümlicherweise [im Original gesperrt] dessen Werk über »Die Vergletscherung der deutschen Alpen« (1882) nicht, ja nicht einmal dessen Namen in Verbindung mit diesen Fragen.« Ich glaube, für die Bekanntmachung der Tatsache, daß Albr. Penck auf dem Gebiete der Quartärgeologie der Alpen und ihres Vorlandes die erste Autorität ist, braucht Schulz so wenig zu sorgen wie ich. Wenn die Quellenangabe nicht zu einer unerträglichen Pedanterie werden und man nicht schließlich Adam Riese zitieren soll, so muß irgendwo eine Grenze gefunden werden. Ich habe mir zum Grundsatz gemacht, bei Forschungsergebnissen, die bereits in die gebräuchlichen Hand- und Lehrbücher übergegangen sind, auf Literaturangaben in der Regel zu verzichten; diese Entsagung wird vor allem bei den Hilfswissenschaften am Platze sein, wenn man sich nicht dem Schein prunkender Gelehrsamkeit aussetzen will. Die Ausdrucksweise von Schulz läßt die mildere Auslegung gerade noch zu, daß er in den beiden Fällen wie auch S. 647, wo er mir ein Verschweigen seiner Verdienste vorwirft, an ein unabsichtliches Übergehen oder Nichterwähnen denkt; andernfalls hätte ich meiner Zurückweisung eine schärfere Form geben müssen.

z. B. durchaus im Schwarzwald, ebenso im Innern des Keupergebiets, im Spessart und Odenwald, mit ganz geringen Ausnahmen auch im Bayrischen und Böhmerwald. Verbreitet sind sie dagegen auf der Schwäbischen und Fränkischen Alb und, wie schon aus den oben (S. 187) mitgeteilten Beispielen hervorgeht, im nördlichen Alpenvorland, auf der Rheinebene, in den Niederungen des Mains; schwächer vertreten sind sie nur im Neckarland. Ihr Verbreitungsbezirk deckt sich demnach mit demjenigen der pontisch-südeuropäischen Gruppe von Steppenheidepflanzen, und der einzige positive Grund, der für eine Entscheidung überhaupt geltend gemacht werden kann, spricht daher für eine trockenwarme Einwanderungszeit.

Diesen Tatsachen hat Schulz nichts anderes entgegenzuhalten als den Machtspruch: »wenn Gradmann hiermit sagen will, daß sie [genannt sind hier *Allium fallax*, *Thlaspi montanum*, *Libanotis montana*, *Globularia vulgaris*] in die Alb nicht während der dritten Vergletscherungsperiode eingewandert sind, so befindet er sich im Irrtum«. Wie die Zusammenstellungen auf S. 188 ff. zeigen, irre ich in vortrefflicher Gesellschaft; sogar Aug. Schulz hat früher dazu gehört, und es scheint fast, als ob er auf den früheren Standpunkt zurückkehren wollte, denn noch in derselben Abhandlung, nur 8 Seiten weiter unten (S. 642), bekennt er wörtlich: »Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß einige von ihnen während des trockensten Zeitabschnittes in die Alb auch eingewandert sind, und zwar aus dem bayrischen Donaugebiet«. Dann wären wir ja in diesem Punkt wieder einig und der ganze Streit erledigt!

Die Frage gewinnt dadurch etwas an Bedeutung, daß noch eine andere, geologische und vegetationsgeschichtliche Frage mit ihr zusammenhängt. Die sehr auffallende und nicht zu bestreitende Tatsache, daß die (unzweifelhaft) alpinen Arten nur auf der südwestlichen und mittleren Alb vorkommen, während sie der östlichen Alb und ebenso dem ganzen Frankenjura fehlen, verlangt nach einer Erklärung[1]). Entsprechende Standorte

1) Auf der südwestlichen und mittleren Alb ist *Saxifraga aïzoon* allein an 79 Orten nachgewiesen, *Hieracium Jacquinii* an 25, *Androsaces lacteum* an 1, *Athamanta Cretensis* an 3, *Cochlearia saxatilis* an 8, *Campanula pusilla* an 9, *Cystopteris montana* an 2, *Ranunculus montanus* an 18, *Anemone narcissiflora* an 16, *Pedicularis foliosa* an 2, *Polygonum viviparum* an 9, *Orchis globosus* an 18, *Carex sempervirens* an 3. Das sind zusammen 193 Fälle; die Zahl der Einzelvorkommnisse ist natürlich bedeutend größer. Von allen diesen Arten kommt im Fränkischen Jura keine einzige vor, auf der östlichen Alb nur *Orchis globosus* (Orberg bei Dischingen), eine Orchidee, für die man die Möglichkeit einer Wanderung über größere Strecken hinweg nicht in Abrede stellen kann. *Draba aïzoides* und *Arabis alpina* sind auch im Fränkischen Jura vertreten. Allein *Draba aïzoides* kommt hier nur in einer von der Hochgebirgspflanze merklich verschiedenen Form vor, die Wahlenberg als selbständige Art *Draba aïzoon* unterschieden hat; auch Sendtner hält an dieser Unterscheidung fest, und neuerdings sind von A. Günthart (Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen. Biblioth. botan. 58. 1902.

wären auch im Osten in Fülle vorhanden, da die geologische Formation genau dieselbe ist und die Höhenlage, in der auf der südwestlichen und mittleren Alb die alpinen Arten reichlich vorkommen (600—700 m), auch weiter östlich an sehr vielen Punkten erreicht wird. Ich habe die Vermutung ausgesprochen, es werde zur Zeit der Ausbreitung dieser Arten (jüngste Eiszeit oder Würmeiszeit nach Penck) die alpine Region nordostwärts bis zum Filsgebiet gereicht haben, während noch weiter östlich auch damals Wald vorhanden war und dem Vordringen der lichtbedürftigen Alpenpflanzen eine Schranke bot. Diese Vorstellung befindet sich mit den geologischen Erfunden nicht in Widerspruch. Die Entfernung zwischen dem Südostrand der Alb und den Endmoränen der letzten Vergletscherung nimmt gegen Nordosten hin sehr rasch zu. Sie beträgt bei Sigmaringen kaum 20 km, bei Ehingen gegen 30, bei Ulm 50, bei Gundelfingen 75 km. Daß in solchen Entfernungen (es handelt sich ungefähr um eine Linie Ulm—Geislingen) der erkältende Einfluß der Eismassen sich allmählich abschwächen konnte und ein gleichzeitiger Waldwuchs denkbar ist, dürfte kaum einem Einwand begegnen. Auch die Höhenverhältnisse sprechen nicht dagegen. Nach den neuesten Forschungen Pencks und Brückners ist für die letzte Eiszeit eine Depression der Schneegrenze um etwa 1200 m anzunehmen[1]); setzt man für die Verschiebung der Waldgrenze den gleichen Maßstab an, so würde sich unter Zugrundelegung der Verhältnisse im nördlichen Graubünden[2]) für die obere Waldgrenze während der letzten Vergletscherung eine Höhe von 600—800 m ergeben. Die östliche Alb, deren Hochfläche sich im allgemeinen zwischen 500 und 700 m bewegt, ließe sich somit recht wohl noch bewaldet denken[3]). Natürlich handelt

---

S. 12 f., 33) wieder neue Unterscheidungsmerkmale im Blütenbau nachgewiesen worden. *Arabis alpina* kommt auch verwildert vor (Koch, Synopsis 3. Aufl. von E. Hallier 1892 S. 84) und ist eine außerordentlich weit, auch über die südeuropäischen Gebirge verbreitete Pflanze, für die die Möglichkeit einer sprungweisen Wanderung über weite Strecken hinweg auch von Schulz angenommen wird (Entw. Saalebez. S. 132); sie wandert überall auch im Flußgeschiebe und vermag überdies auch an sehr warmen Stellen fortzukommen, so bei Sluin in einer Höhe von 200—210 m (Günther Beck von Mannagetta. Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder 1901. S. 398). Es dürfte sehr schwer sein, diese beiden Arten mit Bestimmtheit als Glazialrelikte zu bezeichnen und auf ihr Vorkommen allein irgendwelchen geologischen Schluß zu begründen.

1) Penck, Die alpinen Eiszeitbildungen und der prähistorische Mensch. Arch. f. Anthropol. 29 (1903) S. 83. — In dem Werk »Die Alpen im Eiszeitalter« S. 256 werden 1300 m angegeben; die neuere Schätzung verdient jedenfalls den Vorzug.

2) Nach Imhoff, Die Waldgrenze in der Schweiz (Beitr. zur Geophysik. IV. 1900) S. 328. In den Voralpen liegt die Waldgrenze tiefer; die dortigen Verhältnisse können aber auf das Tafelgebirge der Alb, wo jede Kamm- und Gipfelbildung fehlt, nicht übertragen werden.

3) Selbst während des Höhepunktes der Würm-Eiszeit. Da man übrigens weder für die Dauer dieses Höhepunktes noch für das Zeitmaß, in dem sich große Pflanzenwanderungen vollziehen, irgend welchen Anhaltspunkt hat, so stände auch der Annahme nichts im Weg, daß die Alpenpflanzen erst zur Zeit des Gletscherrückzugs ihre nordöstlichsten Punkte erreicht haben.

es sich hier nur um ganz beiläufige Schätzungen, aber auch nur um die Frage, ob die von der Pflanzenverbreitung aus postulierte Vorstellung durchführbar ist.

Schulz kann diese Vorstellung nicht als zulässig anerkennen, weil nach seiner Theorie während der gleichen Periode große Wanderungen von Glazialpflanzen über ganz Mitteleuropa hinweg stattgefunden haben, was eine viel weitere Ausdehnung der waldfreien Region voraussetzt. Derartige Wanderungen müssen allerdings angenommen werden, um die tatsächliche Vermischung von arktischer und alpiner Flora verständlich zu machen; es hindert aber nichts, diese großen Wanderungen in die Haupteiszeit, die Rißeiszeit Pencks, zu verlegen, für die eine entsprechend starke Zurückdrängung des Waldes schon wegen des weiteren Vordringens der damaligen Gletscher angenommen werden muß[1]). Die interglaziale Steppenzeit steht diesem Ansatz nicht entgegen; man kann sich recht wohl denken, daß auf höheren Gebirgen, z. B. im Harz, in den Sudeten, manche Glazialpflanzen auch den Höhepunkt dieser klimatischen Bewegung überleben und sich von hier aus später auf kleinere Strecken von neuem ausbreiten konnten. Man darf sich nur die Vorgänge nicht so schematisch vorstellen, als ob während der Interglazialzeit notwendig eine gleichmäßige Verschiebung aller Regionen nach oben hätte stattfinden müssen. Im kontinentalen Klima Zentralasiens lebt doch auch heute eine Glazialflora in den Gebirgen hart neben der Steppenflora und ist von ihr nur durch einen schmalen Waldgürtel getrennt, der stellenweise auch ganz verschwindet, so daß beide Floren geradezu in einander übergehen können.

Wenn freilich, wie Schulz so bestimmt versichert, *Arabis petraea*, *Allium fallax*, *Biscutella* und andere »präalpine« Arten der Fränkischen Alb nur während der letzten Gletscherperiode eingewandert sein können, dann muß auch dieses Gebirge damals waldfrei gewesen sein. Dann hat sicher auch über das Alpenvorland weg und nicht bloß vom Schweizer Jura her gleichzeitig eine Wanderung von Glazialpflanzen stattgefunden; denn unter diesen Bewohnern der Fränkischen Alb finden sich manche, die im Schweizer Jura überhaupt nicht vorkommen[2]). Dann aber bleiben auch die Fragen unbeantwortet, die uns die heutige Pflanzenverbreitung

---

1) Nach Penck (a. a. O.) lag die Schneegrenze während der Riß-Eiszeit noch 150—200 m tiefer als während der Würm-Eiszeit, um 1300—1400 m tiefer als in der Gegenwart. Daraus, daß die Topographie, die sich in den Verbreitungsverhältnissen der erratischen Alpenpflanzen widerspiegelt, wohl zur jüngsten, nicht aber zur Haupteiszeit paßt, entnehme ich einen weiteren Grund für die Annahme, daß die Einwanderung in ihr jetziges außeralpines Verbreitungsgebiet auf die erstere zurückzuführen sei, ein recht einfacher Schluß, den Schulz jedoch »widersinnig« findet.

2) *Biscutella laevigata*, *Pleurospermum Austriacum*, *Leontodon incanus*, *Crepis alpestris* fehlen dem Jura ganz; *Rhamnus saxatilis* und *Laserpicium siler* kommt nur im südlichen und mittleren Jura vor.

stellt: erstens, wie kommt es, daß die unzweifelhaft alpinen Arten gerade auf der östlichen Alb Halt machen? und zweitens, wenn auch über das Alpenvorland weg eine Wanderung von Glazialpflanzen stattgefunden hat, wie kommt es, daß die Alb ihre sämtlichen echt alpinen Arten mit dem Schweizer Jura teilt, daß die Zahl der alpinen Arten vom südlichen Jura her bis zur östlichen Alb, auch wo die Höhenverhältnisse das Gegenteil erwarten ließen, ständig abnimmt, während dieselben Arten dem benachbarten Alpenvorland zum Teil ganz fehlen und umgekehrt zahlreiche alpine Arten dort vertreten sind, die der Alb fehlen? Die Erscheinung ist um so bemerkenswerter, als sie nur die Fortsetzung derselben Erscheinung im schweizerisch-französischen Jura ist, wo sie noch auffallender hervortritt und auch längst bemerkt und in demselben Sinne gedeutet wurde[1]. Die Darstellung von Schulz entspricht wohl dem Schema, zu dem er von den mitteldeutschen Verhältnissen aus gelangt ist; die Probleme der süddeutschen Pflanzenverbreitung läßt sie ungelöst.

Der gleiche Mangel zeigt sich auch noch an andern Punkten. Schulz hält mir immer wieder den Grundsatz entgegen, daß es unzulässig sei, aus dem gegenwärtigen Fehlen einer Art in einem bestimmten Gebiete zu schließen, daß sie auch zur Zeit ihrer Einwanderung daselbst nicht gelebt haben könne; damit glaubt er meine Schlüsse auf die Topographie der diluvialen Steppenlandschaft und auf die Wanderlinien der Steppenheidepflanzen widerlegt zu haben. Gesetzt, der ausgesprochene kritische Grundsatz wäre in so allgemeiner Form richtig, so wird doch jedenfalls meine Schlußweise dadurch nicht getroffen, und noch weniger ist damit eine Antwort gegeben auf eines der interessantesten Probleme der Pflanzenverbreitung im südlichen Deutschland. Es liegt hier wieder eine Verkennung der verschiedenen Fragestellung vor. Die Frage, ob die Art a oder b an irgend einem Punkte der Erde während einer bestimmten geologischen Periode gelebt hat oder nicht, ist nach meiner Anschauung an und für sich weder wichtig noch durch bloße Diskussion der heutigen Verbreitungsverhältnisse überhaupt lösbar. Das Problem liegt vielmehr in der Tatsache, daß ganze Genossenschaften von pontisch-südeuropäischen Steppenheidepflanzen innerhalb Süddeutschlands eine sehr streng geschlossene Verbreitung zeigen; sie halten sich von bestimmten Gebieten fern, wiewohl Klima und Boden nach ihrem sonstigen Vorkommen zu urteilen sie von dort keineswegs ausschließen würden. Dafür gibt es nur die eine Erklärung, die ja für andere Gebiete längst zu entsprechender Anwendung gekommen ist und von der auch Schulz Gebrauch macht, daß nämlich die betreffenden Gebiete, wie noch in historischer Zeit, so schon zur Zeit der Einwanderung der fraglichen Genossenschaften dicht bewaldet und dadurch für diese licht-

---

1) Christ, Pflanzenleben der Schweiz. S. 399. Briquet hat dieses Verhältnis später noch genauer dargelegt.

bedürftigen Pflanzen unzugänglich waren, während in den benachbarten Gebieten der Wald damals zurückgedrängt und für die Einwanderung Bahn geschafft war. Wären die in Rede stehenden Genossenschaften, wie Schulz annimmt, auch in jenen Waldgebieten verbreitet gewesen und erst nachträglich wieder verdrängt worden, so müßte man erwarten, daß sich wenigstens an einzelnen günstigen Standorten, woran es auch dort keineswegs fehlt, Spuren von der einen oder andern Art erhalten hätten; vor allem wäre aber dann unbegreiflich, daß die Waldgebiete als Schranken gewirkt haben, wie ich dies mehrfach nachgewiesen habe. In biologischer Hinsicht ist die von mir angenommene Hypothese wohl begründet; auch Schulz hat die Bedeutung der Wälder als Verbreitungshindernisse für Glieder der genannten Genossenschaften wiederholt in seinen Schriften hervorgehoben. Daß auch von geographischer Seite die gewonnene Charakteristik der einzelnen Landschaften unanfechtbar ist, daß Klima und Boden, die geographische Verbreitung der Lößniederschläge und der fossilen Reste von Steppentieren, endlich auch die Besiedlungsgeschichte auf denselben Gegensatz von ausgesprochenen Waldlandschaften auf der einen und offenen Landschaften auf der andern Seite hindeuten und übereinstimmende geographische Bilder liefern, habe ich selbst ausführlich dargelegt. Ich denke, das ist doch etwas andres, als aus dem gegenwärtigen Fehlen einer Art in einem bestimmten Gebiete ohne weiteres schließen, daß sie auch zur Zeit ihrer Einwanderung daselbst nicht gelebt haben könne.

Ein weiteres Problem, dem Schulz mit dem gleichen Einwand die Spitze abzubrechen sucht, bezieht sich auf eine mehr als lokale Erscheinung. Verfolgt man die Verbreitung der südlichen und südöstlichen Xerophyten (pontische, pannonische, aquilonare, mediterrane, meridionale Elemente, mit Ausschluß der Kulturbegleiter) in den unmittelbar nördlich vor die Alpenkette hingelagerten Ländern auf der ganzen Strecke vom Wiener Becken bis zur untern Rhone, so überzeugt man sich leicht, was auch allgemein bekannt ist, daß ihre Zahl in der Mitte des großen Bogens, etwa im nördlichen Schweizer Jura am geringsten ist und gegen Südwesten wie gegen Südosten beständig zunimmt. Zum Teil sind es die gleichen Arten, die im Südosten und Südwesten vorkommen und in der Mitte fehlen; eine größere Anzahl ist nur im Osten, eine kleinere nur im Westen vertreten. Man hat diese Erscheinung von jeher ganz einfach dahin gedeutet, daß eine Einwanderung von beiden Seiten her stattgefunden habe. Schulz will das bezüglich der Arten, die sowohl im Osten als im Westen vorkommen, nicht gelten lassen; sie sollen nur in westlicher Richtung gewandert sein, und die großen Lücken in der Mitte seien erst nachträglich entstanden. Denn man dürfe aus dem heutigen Fehlen nicht schließen, daß die Arten niemals an den betreffenden Orten gelebt haben könnten. Das darf man allerdings nicht; aber noch weniger wird der Schluß zulässig sein, daß die Arten dort einmal gelebt haben müssen. Es handelt sich nur

darum, welche Annahme die näherliegende ist. Daß eine Wanderung von Xerophyten auch in nordöstlicher Richtung vom untern Rhonegebiet her einmal stattgefunden hat, zeigen ja ganz evident die Kolonien des südlichen Jura und des Wallis (Beispiele bei Thurman, Christ, Magnin, Briquet), worunter manche Art vertreten ist, die im Osten überhaupt nicht vorkommt. Unter diesen Umständen scheint es am natürlichsten, auch für diejenigen Arten, die im Osten vertreten sind und andrerseits vom Dauphiné her durch den südlichen und mittleren Jura eine mehr oder weniger zusammenhängende Verbreitung, dann aber eine große Lücke bis Niederösterreich oder Ungarn zeigen[1], die gleiche nordöstliche Wanderungsrichtung anzunehmen, sei es nun, daß die beiderseitigen Areale, das südwestliche und das südöstliche, heute noch eine Verbindung südlich der Alpenkette haben oder daß ein Zusammenhang nur während einer früheren, interglazialen Periode bestand, dann durch das Vordringen der Gletscher zerrissen und später nur unvollkommen wieder geschlossen wurde.

Um zum Schluß noch einmal auf den Hauptkontroverspunkt, die Deutung der »präalpinen« Gruppe, zurückzukommen, so bin ich keineswegs der Meinung, daß darüber die Akten geschlossen seien. Wenn es sich auch vorläufig wohl immer noch mehr empfiehlt, bei der angedeuteten einfachsten Erklärung zu bleiben, statt ohne Not noch weitere Hypothesen aufzustellen, so können sich doch später vielleicht Anhaltspunkte für eine etwas andersartige Auffassung ergeben. Möglicherweise liegen die beiderseitigen Deutungen gar nicht so weit auseinander und lassen sich vereinigen durch eine Tatsache, die wohl immer noch mehr Beachtung verdient, nämlich die innige Verwandtschaft zwischen Steppenvegetation und alpiner Vegetation. Auf die engen floristischen Beziehungen hat Engler schon 1879 hingewiesen; die Ähnlichkeit der Lebensbedingungen und der physiologischen Ausrüstung wurde besonders von Schimper[2]) hervorgehoben. Schulz hat das Verdienst, mehrfach auf die Möglichkeit der Anpassung einer und derselben

1) Klimatisch sind diese Lücken nicht zu erklären. Die betreffenden Arten kommen in ihren Verbreitungsgebieten meist auch an klimatisch wenig begünstigten Orten vor, während in den Lückengebieten viel wärmere und offenbar günstigere Lokalitäten reichlich vertreten sind. Z. B. *Adonis vernalis* wächst auf der Garchinger Heide, sowie an mehreren Orten im Maingebiet, fehlt aber dem ganzen Jura und tritt erst im Wallis und Südfrankreich wieder auf; *Rhamnus saxatilis* geht von den Donauländern her westwärts bis Schaffhausen und zum Oberrhein und steigt in den Alpen so hoch, daß sie ja sogar für eine Glazialpflanze angesehen werden konnte, sie fehlt aber dem ganzen Schweizer Jura und wird erst im französischen Jura und im Dauphiné als entschieden »meridionale« Pflanze wieder angetroffen. *Peucedanum Chabraei* geht im Jura von Südwesten her bis Basel und Aarau, fehlt dem nordöstlichen Jura und der Schwäbischen Alb und tritt erst im fränkischen Jura und im bayrischen Alpenvorland wieder auf. Das sind Erscheinungen, die man sich schwerlich anders als durch unvollendete Wanderung verständlich machen kann. Ich werde diesen Gegenstand übrigens bei anderer Gelegenheit noch im Zusammenhang behandeln können.

2) Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage 1898, S. 739 ff.

Art bald an ein kaltes, bald an ein trockenwarmes Klima hingewiesen zu haben. Auch ich bin bei meinen Untersuchungen immer wieder auf verwandte Erscheinungen gestoßen. Dahin rechne ich die Fälle, wo das Areal einer und derselben Art zwei Schwerpunkte zeigt, einen im Süden und einen im Norden oder im Hochgebirge, während sie in den zwischenliegenden Waldgürtel augenscheinlich von beiden Seiten nur Vorposten aussendet (z. B. *Helianthemum Oelandicum*, *Thesium alpinum*, *Potentilla opaca*, *Crepis succisifolia*, *Galium boreale*). Wahrscheinlich gehören hierher auch noch manche Arten von weiter östlicher Verbreitung, die ebenfalls besonders häufig als Steppenpflanzen auftreten, aber dabei zugleich sehr weit nordwärts gehen (z. B. *Cotoneaster integerrima*, *Rosa cinnamomea*). Auch von den Alpenpflanzen, deren Einwanderung wenigstens auf die süddeutschen Gebirge allgemein in eine Glazialperiode verlegt wird, zeigen manche (nicht alle) in andern Gebieten auffallend innige Beziehungen zu einer südlichen Karst- und Steppenvegetation (*Saxifraga aïzoon*, *Athamanta Cretensis*, *Ranunculus montanus*, *Anemone narcissiflora*, *Polygonum viviperum*, *Orchis globosus*). Zur Verschleierung des wahren Verhältnisses hat es ohne Zweifel beigetragen, daß man früher von dem alten Vorurteil einer einseitigen Überschätzung der Wärmeverhältnisse in der Pflanzengeographie ausgehend sowohl das Steppenelement (im weitesten Sinne, pontische, pannonische, aquilonare, meridionale Arten) wie das alpine immer nur unter dem Gesichtspunkte des Wärmebedürfnisses zu beurteilen liebte, so daß die beiden Elemente unter dem extremen Gegensatz von Thermophyten oder xerothermischen Pflanzen auf der einen, Psychrophyten auf der andern sich darstellen mußten, eine Charakteristik, die wohl auf die Mehrzahl, aber keineswegs auf alle Glieder dieser beiden Gruppen zutrifft. Die Vegetationsverhältnisse der Schwäbischen Alb sind in dieser Hinsicht besonders lehrreich. Wer die angeblichen Thermophyten, wie *Pulsatilla vulgaris*, *Alyssum montanum*, *Erysimum crepidifolium*, *Linum tenuifolium*, *Lactuca perennis*, *Asperula glauca*, *Aster amellus* u. s. f. auf den rauhen Höhen über 800 bis zu 1000 m einmal gesehen hat, wo sie alle vorzüglich gedeihen, der wird sich von ihrem hochgradigen Wärmebedürfnis nicht mehr so leicht überzeugen lassen. Daß umgekehrt Alpenpflanzen auch unter höherer Temperatur gedeihen können, ist längst allgemein bekannt[1]). Eine Eigenschaft, die beide Gruppen vereint und sie zu der geographisch, aber nicht biologisch in der Mitte stehenden Waldflora in den stärksten Gegensatz bringt, ist bekanntlich die hier und dort mehr oder weniger ausgeprägte xerophytische Ausrüstung, und in noch viel höherem Grade, geradezu durchgreifend, ihr großes Lichtbedürfnis; es sind ausnahmslos Heliophyten, die durch eine dichte Waldbeschattung vernichtet, durch ein waldfeindliches Klima mittelbar begünstigt werden. Ein Zu-

1) Und von Schulz S. 640 ganz unnötigerweise bestritten.

sammenwohnen von Alpenpflanzen, die nicht eigentliche Psychrophyten, und von Steppenpflanzen, die keine strengen Thermophyten sind, hat daher nichts Auffallendes, am wenigsten in Gebieten, wo zu gewissen Zeiten die Steppenvegetation und die Alpenvegetation sich bis zur Berührung nahegerückt war, wie dies rings um die ganze Alpenkette der Fall ist. In der Tat trifft man hier überall, vor allem in den Kalkgebirgen, die gleiche, auf den ersten Anblick befremdliche Mischung, ebenso im französischen Rhonegebiete wie im Schweizer und Schwäbischen Jura, auf den Heiden des Alpenvorlandes in Südbayern, in Ober- und Niederösterreich, im Karst und in Oberitalien, wie aus zahlreichen Verzeichnissen von Magnin, Christ, Sendtner, Duftschmid, Neilreich, Beck v. Mannagetta und Parlatore hervorgeht. Da ist es nicht zu verwundern, wenn angesichts der Frage, ob diese oder jene Art als Steppenpflanze oder als Alpenpflanze zu beurteilen, ihre wahrscheinliche Einwanderung in eine trockenwarme oder eine feuchtkalte Periode zu verlegen ist, Zweifel und verschiedene Auffassungen entstehen können.

Vielleicht ist aber die Alternative auch gar nicht richtig. Die Annahme eines Wechsels zwischen trockenwarmen und feuchtkalten Perioden hat allerdings von vornherein etwas für sich; aber es kann auch trocken*kalte* Perioden gegeben haben. Von geologischer Seite ist die letztere Vorstellung nie ganz aufgegeben worden und neuerdings scheinen sich wieder die Stimmen dafür zu mehren[1]) Die eigenartige Mischung von Steppen- und alpinen Elementen in der heutigen Flora erinnert unwillkürlich an das gleichfalls befremdliche Zusammenvorkommen einer fossilen Glazialfauna mit einer Steppenfauna, das auf ein, wenn auch vielleicht kurzes Zusammenleben der beiden Faunen an gewissen Orten während einer kalten oder gemäßigten, jedenfalls trockenen Periode hinweist. Daß ein derartiges Klima der Ausbreitung der »präalpinen« Arten, von denen manche unbestritten ihren Schwerpunkt in der Bergregion haben und sich dadurch von den ausgesprochenen Steppenpflanzen merklich unterscheiden, besonders günstig sein müßte, läßt sich nicht verkennen. Möglicherweise fällt von hier aus einmal ein neues Licht auf die behandelten Fragen. Solange jedoch die einfachere Erklärung genügt, hat man keinen Grund, sie gegen eine kompliziertere zu vertauschen.

---

1) Penck, Die alpinen Eiszeitbildungen und der prähistorische Mensch. Arch. f. Anthropol. 29 (1903) S. 81.